

**TARTU ÜLIKOOL  
EESTI MEREINSTITUUT JA ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT  
ZOOLOOGIA OSAKOND  
LOODUSRESSURSSIDE ÕPPETOOL**

Triin Trautmann

***Pseudocalanus* spp. ÖKOLOOGIA JA LEVIK LÄÄNEMERES**

Bakalaureusetöö

Juhendaja: MSc Marilyn Kalaus (TÜ EMI)

**TARTU 2014**

## SISUKORD

1. Sissejuhatus .....	3
2. <i>Pseudocalanus</i> spp. üldisloomustus .....	5
3. <i>Pseudocalanus</i> spp. sesoonne populatsiooni dünaamika .....	7
4. <i>Pseudocalanus</i> spp. populatsioonidünaamikat mõjutavad keskkonnategurid .....	10
5. <i>Pseudocalanus</i> spp. populatsiooni dünaamika pika-ajalised trendid Läänemeres..	16
5.1 Pika-ajalised trendid .....	16
5.2 Kliima mõju <i>Pseudocalanus</i> spp. populatsiooni arvukusele .....	16
6. Arutelu.....	19
Kokkuvõte .....	21
Summary.....	23
Tänuavaldus.....	25
Kasutatud allikad .....	26
Lisa 1. Hormikulise morfoloogia .....	36
Lisa 2. Naupliuse areng. ....	37
Lisa 3. Kopepodiitsete faaside areng.....	37

## 1. Sissejuhatus

Läänemeri on üks suurimaid pool-suletud, riimveelisi veekogusid maailmas, kus puuduvad klassikalises mõistes hoovused ning mille täielik veevahetus kestab ligikaudu 25–30 aastat. Läänemeri on geoloogiliselt noor veekogu, mis on moodustunud peale viimast jää-aega. Oma lühikese geoloogilise aja jooksul on Läänemeri läbinud mitmeid märkimisväärsed füüsikalisi-keemilisi muutusi ning oma praegustes piirides on ta eksisteerinud ligikaudu 10 000 aastat (Lass ja Matthäus, 2008; Schiewer, 2008). Läänemere kujunemine kestab siiani, mida indikeerib üha suurenev võõrliikide arv teistest meredest ja mageveekogudest (Paavola *et al.*, 2005; Schiewer, 2008; Telesh *et al.*, 2008, 2009; Ojaveer *et al.*, 2010).

Üldine planktoni mitmekesisus Läänemeres on kõrge: 4056 liiki, millest zooplanktoni liike on ligikaudu 1200. Läänemere zooplanktonist on arvukas mesozooplankton (0,2–20 mm), kuhu kuuluvad keriloomad (*Rotatoria*), vesikirbulised (*Cladocera*) ja aerjalgsed (*Copepoda*). Biomassilt domineerivad Läänemeres aerjalgsed (65 liiki), neile järgnevad vesikirbulised (108 liiki) ja keriloomad (178 liiki). Kõige rohkem aerjalgseid leidub aladel, kus soolsus on 3‰ (Telesh *et al.*, 2011). Läänemere arvukamad aerjalgsed on *Pseudocalanus* spp., *Acartia* spp. ja tavaline ahaskoodik (*Eurytemora affinis*). Kaks viimast on riimveelised liigid, kes on siinsetes oludes hästi kohanenud ning Läänemere zooplanktoni kohta käivas kirjanduses rohkem uuritud. *Pseudocalanus* spp. on levinud peamiselt Läänemere ava- ja lõunaosas, kuid teda võib kohata ka rannikualade planktoni koosseisus (nt Soome ja Liivi lahes). Kuigi võrreldes eelpool nimetatud aerjalgsetega on *Pseudocalanus* spp. kohta on avaldatud vähem uurimistöid, on majanduslikust aspektist tegemist olulise perekonnaga.

*Pseudocalanus* spp. liike on morfoloogiliselt omavahel raske eristada ning Läänemeres esineb nimetatud perekonda kuuluvate liikide osas palju ebakindlust (Holmborn *et al.*, 2010). Liiginimetust *Pseudocalanus minutus elongatus* on kasutatud Soome lahe (Ojaveer *et al.*, 1998; Rönkkönen *et al.*, 2004), Läänemere loode- (Ackefors, 1965; Hansson *et al.*, 1990) ning lõunaosa (Dzierzbicka-Glowacka *et al.*, 2006) käsitlevates uuringutes. Nimetus *Pseudocalanus elongatus* on kasutusel olnud uuringutes, mis hõlmavad piirkonda Läti rannikust Gotlandi süviku idapoolse kaldeni (Dippner *et al.*, 2000; Möllmann *et al.*, 2003) ning Bornholmi basseini (Hinrichsen *et al.*, 2002). Lisaks on kasutatud ka nimetust *Pseudocalanus acuspes* (Peters *et al.*, 2006; Renz *et al.*, 2007; Schulz *et al.*, 2007) või terminit *Pseudocalanus* sp. (või spp.)

(Hansen *et al.*, 2006; Isla *et al.*, 2008). Holmborn *et al.* (2010) leidsid oma töös, mis baseerub DNA-analüüsil, et ainuke kinnitust leidnud *Pseudocalanus* spp. liik Läänemeres on *Pseudocalanus acuspes*. Võimalik, et kohati esineb Läänemere lõunaosas ka *Pseudocalanus elongatus*, kes kandub sinna Põhjamerest Läänemerre voolavate veemassiividega. Seoses kirjanduses esineva ebakõlaga *Pseudocalanus* spp. liikide nimetamises käsitletakse käesolevas töös aerjalgset *Pseudocalanus* spp. ainult perekonna tasandil.

Aerjalgsel *Pseudocalanus* spp. on oluline roll Läänemere toiduahelas (Möllmann *et al.*, 2003), olles oluline toiduobjekt nii täiskasvanud kui vastsestaadiumis pelaagilistele kaladele (Hinrichsen *et al.*, 2002). *Pseudocalanus* spp. arvukus on viimasel kolmel dekaadil olnud selgelt langustrendis, mis läbi toiduahela mõjutab peamiselt temast endast toituvaid kiskjaid (Möllmann *et al.*, 2003).

Käesoleva töö eesmärgiks on (1) anda kirjanduse baasil ülevaade *Pseudocalanus* spp. ökoloogiast ja levikust Läänemeres ning (2) leida põhjuseid, miks *Pseudocalanus* spp. arvukus on viimastel aastakümnetel Läänemeres vähenenud.

## 2. *Pseudocalanus* spp. üldiseloomustus

Aerjalgsete (*Maxillopoda*) klass kuulub lüljalgsete (*Anthropoda*) hõimkonda ja vähilaadsete (*Crustacea*) alamhõimkonda. Klassi kuulub 6 alamklassi, nende seas aerjalaliste (*Copepoda*) alamklass. *Pseudocalanus* spp. kuulub hormiklaste (*Calanidae*) sugukonda.

*Pseudocalanus* spp. on maailmamere zooplanktoni liikidega võrreldes väiksemõõtmeline, kuid Läänemere kontekstis suuremõõtmeline aerjalgne, kelle kehasuurus on <2,5 mm (internet 1). Aerjalgsed võivad kujult olla väga erinevad: piklikud, käävjad või silindrilised (Telesh ja Heerkloss, 2004), aerjalgsele *Pseudocalanus* spp. on omane piklik-ovaalne kehakuju (internet 1). Vabaltelavate aerjalgsete keha koosneb 16 (17) esmasest (primaarsest) lülist, kuid lülide omavahelise liitumise tõttu on nende lõplik arv maksimaalselt 11. *Pseudocalanus* spp. pea ja 1. rindmikulüli on omavahel liitunud, moodustades pearindmiku (*cephalothorax*), omavahel on liitunud ka 4. ja 5. rindmikulüli. Viimase rindmikulüli taganurgad on ümarad, emastel isenditel on 4 ja isastel 5 rindmikulüli (Mäemets ja Veldre, 1956) (vt lisa 1).

Enamik aerjalgseid on planktilised ja vabaltelavad (Telesh ja Heerkloss, 2004), kuid leidub ka parasiitseid vorme. Aerjalgsetel on suupiirkonnas neli paari jätkeid. Need on pidevas liikumises ja tekitavad nii veevoolu, milles hõljub ka toitu. Toit filtreeritakse veest ja peenendatakse samuti jätketega. Aerjalgsete hulgas esineb rangelt nii taim- või loomtoidulisi ja segatoidulisi liike (Mäemets ja Veldre, 1956). *Pseudocalanus* spp. toiduvalik koosneb peamiselt mikrozooplanktonist (20–200 µm) ning detriidist (Renz *et al.*, 2007). Uuringud, kus on kasutatud lipiidseid biomarkereid, näitavad, et olulise osa *Pseudocalanus* spp. toidust moodustavad ripsloomad (*Ciliophora*), ränivetikad (*Bacillariophyta*), vaguviburvetikad (*Dinoflagellata*) ning tsüanobakterid (*Cyanobacteria*) (Peters *et al.*, 2006).

*Pseudocalanus* spp. on toiduks mitmetele kiskjatele, peamiselt planktivoorsetele kaladele, kahepaiksete- ning suurtele putukavastsetele (nt klaasiksääsklastele, *Chaoborus*) (Telesh ja Heerkloss, 2004). Biomassilt domineerib *Pseudocalanus* spp. pigem Läänemere avaosas, teised domineerivad aerjalgsed on *Acartia* spp. ja tavaline ahaskoodik (*E. affinis*). *Pseudocalanus* spp. loetakse mereliseks liigiks, kes võrreldes eelpool nimetatud aerjalgsetega eelistab kõrgemat soolsust.

Aerjalgsete arenemine, alates munast koorumisega ja lõpetades isendi suguküpseks saamisega, toimub moonde teel. Seejuures teevad aerjalgsed läbi terve rea vastselisi arengujärke, üleminek ühest arengujärgust teise toimub kestumise teel. Aerjalgsete postembrüonaalses arenemises esineb 6 (5) vähikvastse (naupliuse) (vt lisa 2) ja 5 kopepodiitset staadiumit (vt lisa 3). Kopepodiitseid staadiume iseloomustab keha kasvamisel selle lülistumine. Suuruse alusel jagatakse kopepodiitsed staadiumid peamiselt kolme rühma: väikesed (I–III), keskmised (IV–V) ning täiskasvanud isendid (VI) (Mäemets ja Veldre, 1956).

Aerjalgsed on lahksugulised, kuid väliselt on emaseid ja isaseid isendeid raske eristada. Läänemere *Pseudocalanus* spp. populatsiooni iseloomustab aastane põlvkond (Renz ja Hirche, 2006). *Pseudocalanus* spp. paljuneb kevadel sügavamates veekihtides, kus keskkonnatingimused on stabiilsemad ning võrreldes teiste aerjalgsetega on neil arvukamalt järglasi. Möllmann *et al.* (2003) on leidnud, et *Pseudocalanus* spp. vajab edukaks paljunemiseks kevadel kõrget soolsust. Peamisel paljunemise hooajal migreeruvad emased sügavamatesse ja kõrgema soolsusega veekihtidesse, kus neil on võimalik vältida osmootset stressi ja säästa energiat oma sugulülide arenguks ja paljunemiseks (Möllmann *et al.*, 2008).

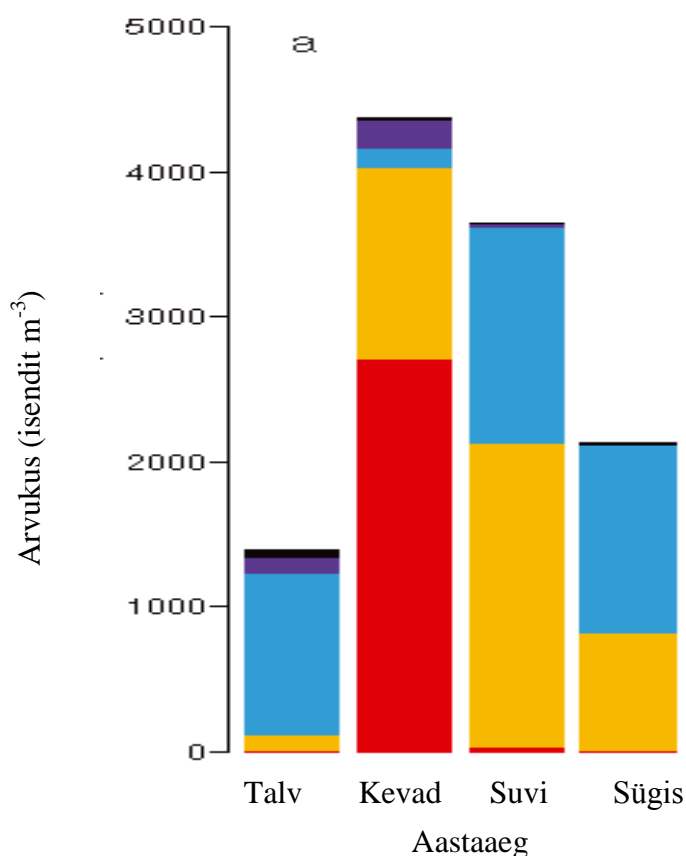
Talvekuudel, kui keskkonnatingimused on ebasoodsad, on paljunemisedukus üsna madal. Aktiivne reproduktsiooni aeg on märts/aprill, kui kasvab munade arvukus emaste isendite munakotis ja järsult tõuseb vähikvastsete osakaal planktonis (peamiselt maikuu), mis kestab kuni juunini. Vähikvastsete potentsiaalselt kiiret arengut kevadel soodustab intensiivne fütoplanktoni õitseng, mistõttu paranevad *Pseudocalanus* spp. (sh teiste zooplanktoni liikide) toitumistingimused (Renz *et al.*, 2007). Kuna halokliinis on fütoplanktoni kontsentratsioon madal, siis nimetatud piirkonnas toetab nende paljunemist tõenäoliselt mõni teine alternatiivne toiduallikas, nt mikroobid või lipiidide varu (Hansen *et al.*, 2006).

*Pseudocalanus* spp. munad, mille diameeter on ligikaudu 130 µm, on võrreldes teiste aerjalgsete omadega suuremad, mistõttu neid formeerub teiste aerjalgsetega võrreldes vähem (Renz *et al.*, 2007). Suvel ja talvel, kui Läänemeres tekib selgelt eristuv termokliin, võib vähenev toidu settimine ülemistest veekihtidest alumistesse piirata munade produktsiooni kogu aasta vältel. Taolised ebasoodsad toitumistingimused mõjutavad emaste isendite väikest lipiidide varu suvel ja talvel (Peters *et al.*, 2006), seetõttu on üsna ebatõenäoline, et üksnes lipiidide varu toetab emaste paljunemist (Renz *et al.*, 2007).

### 3. *Pseudocalanus* spp. sesoonne populatsiooni dünaamika

Zooplanktoni liikide vertikaalse leviku määrab toidu kättesaadavus (Hattori ja Saito, 1997), kiskjate vältimine (Bollens ja Frost, 1989) ja füsioloogilised vajadused (Saito ja Hattori, 1997). Hessle ja Vallin (1934) on raporteerinud, et *Pseudocalanus* spp. on Bothnia lahes levinud allpool 70 m, Ahvenamaal allpool 30 m ning allpool 15 m Läänemere avaosas. Kõige arvukam on *Pseudocalanus* spp. sügavusel 30–70 m (Ackefors, 1969). Maailmameres on neid leitud maksimaalselt sügavusel 2909 m (internet 1).

Kevadel kasvab *Pseudocalanus* spp. üldine arvukus ning populatsioonis domineerivad peamiselt vähikvastsete, väiksed kopepodiitsed staadiumid ning täiskasvanud emased (joonis 1). Suve jooksul saavad vähikvastsetest väiksemad ning seejärel keskmised kopepodiidid, kes moodustavad lõpuks enamiku talvituma jäävast populatsioonist koos väikese osa täiskasvanud isenditega (Otto *et al.*, 2014).



**Joonis 1.** *Pseudocalanus* spp. sesoonne dünaamika Läänemere avaosas: punane- vähikvastsete; kollane- noored kopepodiitsed staadiumid; sinine- keskmised kopepodiitsed staadiumid; lilla- emased isendid; must- isased isendid (Otto *et al.*, 2014).

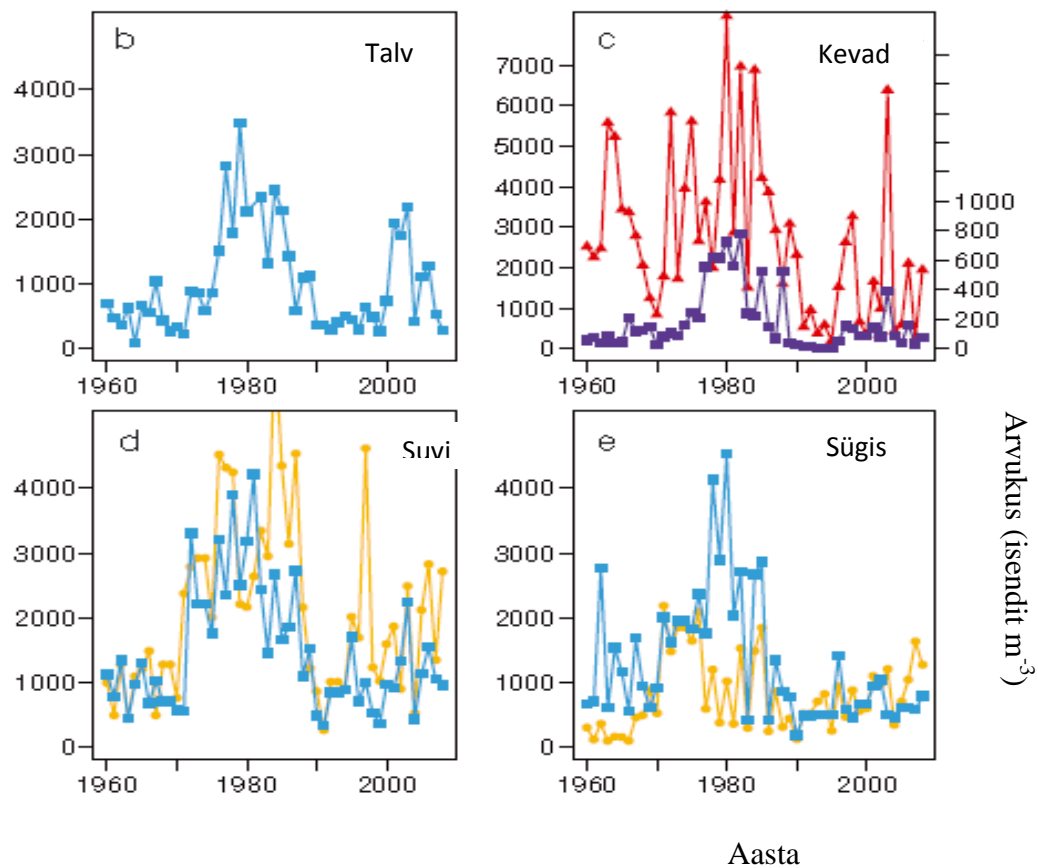
Renz ning Hirche (2006) on leidnud, et aerjalgsete arengufaasiline koosseis näitab selgelt hooajalist üleminekut naupliustest täiskasvanud isenditeni. Märtsis ja aprillis võib naupliuste osakaal moodustada rohkem kui 80% kogu populatsioonist. Nende arvukus väheneb järgnevatel kuudel proportsionaalselt ning kõige madalam on arvukus augustis ja novembris (alla 3,7% kogu populatsioonist). Väikesed kopepodiitse arengufaasi isendid on kõige arvukamalt esindatud mais. Keskmised kopepodiitsed arengufaasid domineerivad talvises populatsioonis. Hooajaline ontogeneetiline migratsioon sõltub temperatuurist ja soolsusest. Nooremad aerjalgsed asustavad kogu segunenud veekihti kuni termokliini moodustumiseni ning jäävad edaspidi halokliini ja termokliini vahele. Hooajalise migratsiooniga sügavamatesse veekihtidesse paistavad eelkõige silma just vanemad isendid.

Arenguetapi sõltuvus eelmise arenguetapi arvukusest või sama faasi eelnevast aastast seletab enamasti populatsiooni suuruse varieeruvust erinevatel arengufaasidel (Otto *et al.*, 2014). Paljunemisvõimeliste emaste arvukus kevadel sõltub talve üleelanud keskmise kopepodiitse arengufaasi isenditest. Sellist uue generatsiooni sõltuvust talvisest populatsioonist *Pseudocalanus* spp. puhul on näidatud nii Dabobi lahes (Ohman, 1985) kui ka Läänemeres (Peters *et al.*, 2006).

Reproduktsioon kevadel sõltub peaaegu eranditult emaste arvukusest. Järglaste arvukus kevadel määrab esimeste varajaste väiksemate kopepodiitsete arengufaaside isendite arvukuse ja nendest omakorda sõltub keskmiste arengufaaside arvukus suvel ja sügisel. Elutsükli sulgeb arenemisjärgus talvituma jääv keskmine kopepodiitse arengufaasi populatsioon (Otto *et al.*, 2014). Gröoni meres on täheldatud, et talveperioodil võivad *Pseudocalanus* spp. emased isendid planktoni koosseisus puududa, samal ajal Kattegatis, Põhjameres ja Läänemere keskosas on nad planktonis ning paljunevad aastaringselt (Kiørboe ja Nielsen, 1994; Richter, 1994; Halsband ja Hirche, 2001).

Sesoonselt domineerivad *Pseudocalanus* spp. arengufaasid olid arvukamad 1970ndatel ning varastel 1980ndatel. Sama täheldati mõned aastad varem vähikvastsete ning väikese kopepodiitse faasi kohta (joonis 2). Väikest juurdekasvu näitas ka viimasel kümnendil talvine keskmine kopepodiitide faas ning kevadises populatsioonis olevad täiskasvanud emased ning vähikvastseted. Samal ajal väikeste kopepodiitide faasi arvukus suvel ning sügisel kahanes (Otto *et al.*, 2014).





**Joonis 2.** *Pseudocalanus* spp. pikaajaline arvukuse dünaamika Läänemere avaosas: punane- vähikvastised; kollane- noored koepodiitsed staadiumid; sinine- keskmised koepodiitsed staadiumid; lilla- emased isendid (Otto *et al.*, 2014).

#### **4. *Pseudocalanus* spp. populatsioonidünaamikat mõjutavad keskkonnategurid**

Zooplanktoni elukäiku ja liigilist koosseisu kujundavad mitmed füüsilised, keemilised ning bioloogilised tegurid. Keskkonna parameetrid ning antropogeensed tegurid mõjutavad otseselt või kaudselt zooplanktoni levikut ja liigilist koosseisu (Zervoudaki *et al.*, 2009). Muutusi *Pseudocalanus* spp. populatsiooni arvukuses, ruumilises ja ajalises jaotuses võivad põhjustada järgmised biootilised faktorid: toidu hulk ja kvaliteet ning kisklus. Abiootilistest teguritest kõige suuremat mõju omavad soolsus, veetemperatuur ja hapnikusisaldus.

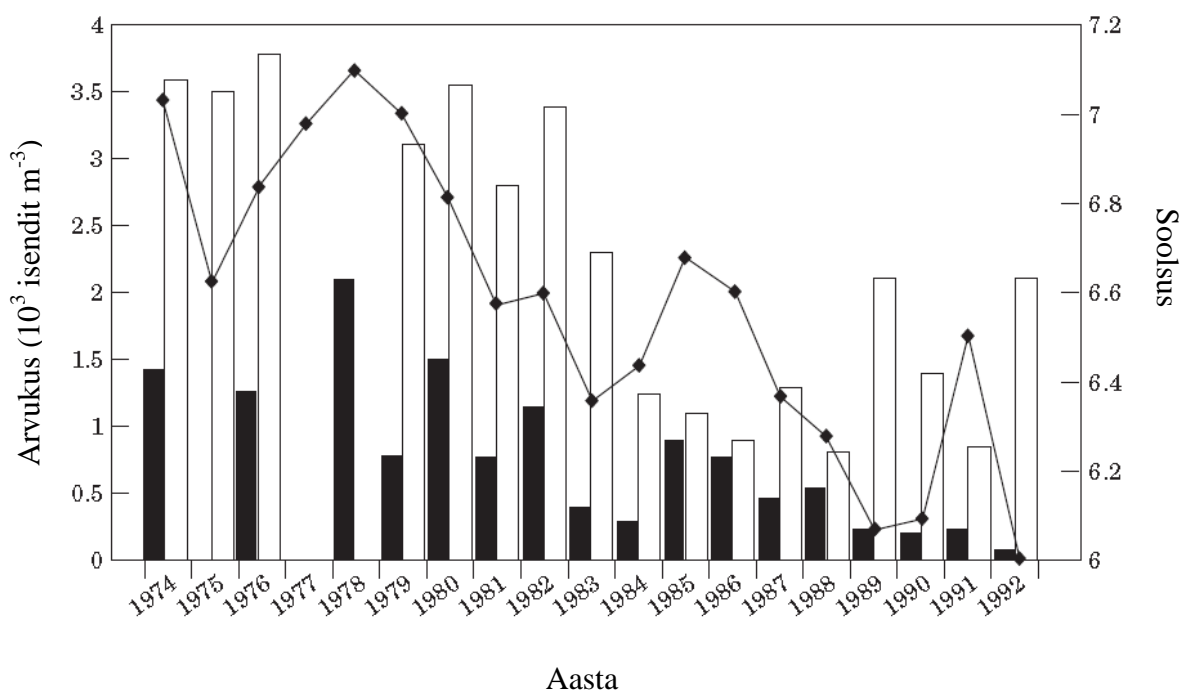
Põhja-Atlandi hoovusel on oluline mõju Põhja-Euroopa (sh Läänemere) ilmale, mõjutades eelkõige sügisel ja talvel tuule kiirust, sademeid ja temperatuurikõikumisi. Näiteks võrreldes Läänemere avaosaga on lahtedes suveperioodil veetemperatuur kõrgem ja talvel madalam. Keskkonnatingimused mõjutavad lisaks liikide sesoonsusele ka pika-ajalist levikudünaamikat (Ojaveer *et al.*, 1998).

Läänemere kliimaatiliste tingimuste kirjeldamisel kasutatakse peamiselt Põhja-Atlandi Ostsillatsiooni (NAO) ja Läänemere (BSI) indeksit, mis on omavahel tugevalt seotud. Eelpool nimetatud indekseid on kasutatud edukalt mõistmaks pikaajalisi muutusi merede zooplanktoni ökoloogias (nt Fromentin ja Planque, 1996; Beaugrand, 2003).

Läänemere avaosa (Bornholmi vesikond, Gdanski süvik ja Gotlandi vesikond) hüdroloogilised tingimused sõltuvad soolase ja hapnikurikka vee sissevoolust Põhjamere läbi Kattegati väina, mis on seotud peamiste atmosfääris toimuvate protsessidega. Läänemerel on iseloomulik drastiline põhja-lõuna suunaline soolsus (0–20 PSU; nt Fonselius ja Valderrama, 2003) ja temperatuurigradient ning paljude liikide esinemine järgib neid gradiente (Ackefors ja Hernroth, 1972). Vertikaalselt piirab veevahetust ülemiste ja põhjakihtide vahel püsiv halokliin, mistõttu on ülemiste veekihtide soolsus ja temperatuur rohkem mõjutatud magevee äravoolust ning õhutemperatuurist (Möllmann *et al.*, 2000).

Läänemeres elab *Pseudocalanus* spp. soolsusest tingitud levikupiiril (Hessle ja Vallin, 1934; Ackefors, 1981). *Pseudocalanus* spp. levib soolsusvahemikus 5,71 PSU–38,16 PSU (internet 1). Läänemere põhja- ja lääneosas on leitud positiivne seos *Pseudocalanus* spp. biomassi ja soolsuse vahel (Dippner *et al.* 2000; Möllmann *et al.*

2000, 2003) (joonis 3). *Pseudocalanus* spp. erinevad arengustaadiumid eelistavad erinevaid soolsustingimusi. Naupliused taluvad madalamat soolsust, samas vanemad arengufaasid eelistavad kõrgemat soolsust. Vähenev soolsus võib otseselt aeglustada ning lõpuks ka täielikult peatada kasvu ja paljunemise. Täiskasvanud isendite osakaal on suurem aastatel, mil Taani väinade kaudu voolab Läänemerre suuremal hulgal soolast vett, mis ühtlasi laiendab nende jaoks ka sobivate elupaikade areaali (Renz ja Hirche, 2006). Suuremad soolase vee sissevoolud on toimunud aastatel 1898 (kaks korda), 1900, 1902 (kaks korda), 1914, 1921, 1925, 1926, 1960, 1965, 1969, 1973, 1976 ja 2003 (internet 2). Möllmann *et al.* (2000) ning Möllmann ja Köster (2002) arvavad, et Läänemere keskosa *Pseudocalanus* spp. vanemad isendid ja eriti täiskasvanud emased vajavad kõrgemat soolsust ning madalamat temperatuuri paljunemiseks.



**Joonis 3.** Aerialgsete levik mais ja *Pseudocalanus* spp. arvukus augustis ( $10^3$  isendit  $m^{-3}$ ) Soome lahes aastatel 1974–1992. Mustad tulbad- *Pseudocalanus* spp.; valged tulbad- ülejäänud aerialgsed (v.a *Pseudocalanus* spp.); katkendlik joon näitab soolsust, sügavusel 0–60 m (Ojaveer *et al.*, 1998).

Otto *et al.* (2014) leidsid, et kõrgema soolsuse positiivne mõju avaldub kõige tugevamalt just madala soolsuse korral, soolsusel  $>10$  PSU *Pseudocalanus* spp. arvukus oluliselt ei tõusnud. Selline seos näitab, et aerialgsel *Pseudocalanus* spp. eksisteerib tõenäoliselt kriitiline soolsusetase, millest allpool võib osmoregulatsioon tõsta energiatarbe mitteresistlikult kõrge tasemeni ning seeläbi mõjutada paljunemist,

hingamisprotsesse, toitumist (Mauchline, 1998), aeglustada kasvu (Renz *et al.*, 2007) ning muuta valkude sünteesi (Kimmel ja Bradley, 2001).

*Pseudocalanus* spp. koosseisu kuuluvad parasvöötmed, lähisarktilised ja arktilised liigid (Hessle ja Vallin, 1934; Ackefors, 1981). Temperatuur mõjutab oluliselt aerjalgsete reproduktsiooni ja erinevate arengustaadiumite läbimise kiirust. Nooremad staadiumid (vähikvastsed ning väiksemad kopepodiitsed arengufaasid), kes elavad ülemistes veekihtides, reageerivad kohalikele soojustingimustele, mis on mõjutatud kliimaatilistest tingimustest ning veetemperatuurist (Otto *et al.*, 2014). Temperatuuri mõju on olulisem väiksematele kopepodiitsetele arengufaasidele peamiselt kevadel ning suvel. *Pseudocalanus* spp. optimaalne temperatuur Läänemeres on 4–5°C, mis on kõrgem kui Tšuktsi meres, kus eelistatud veetemperatuur on <3°C (Hopcroft ja Kosobokova, 2010).

Läänemere sügavamates veekihtides, kus soolase vee sissevoolu praktiliselt ei toimu, on ka hapnikusisaldus väga madal. Selline langus võib põhjustada hüpoksia piiri vertikaalset nihet ning seeläbi vähendada sobivate elupaikade areaali (Doney *et al.*, 2012) ja suurendada konkurentsi (Otto *et al.*, 2014). *Pseudocalanus* spp. eelistab vees lahustunud hapnikuväärtusi vahemikus 0,091 mL/L–9,19 mL/L (internet 1).

*Pseudocalanus* spp. populatsiooni dünaamikat reguleerib alt-üles („bottom-up“) kontrollmehhanism, kui toiduahela alumisel tasemel toimuv saaklooma arvukuse muutus mõjutab ülemisel tasemel oleva kiskja arvukust. Fütoplanktoni koosseisu Läänemeres mõjutavad muutused temperatuuris ja tuuleoludes, mis omakorda omavad olulist rolli vee vertikaalsel segunemisel (Wasmund ja Uhlig, 2003; Wasmund *et al.*, 2011; Hinder *et al.*, 2012). Viimastel aastatel on Gotlandi basseinis täheldatud ränivetikate vähenemist ja vaguviburlaste arvukuse tõusu (Wasmund ja Uhlig, 2003), mis võib oluliselt mõjutada *Pseudocalanus* spp. toidu kvaliteeti. Toidu kvaliteet on oluline eelkõige noorte arengustaadiumite ja paljunevate isendite jaoks (Gulati ja Demott, 1997). Veepinna lähedastes kihtides elavaid nooremaid isendeid mõjutab lisaks toidu kvaliteedile ka fütoplanktoni mitmekesisus (Otto *et al.*, 2014), vanemad isendid toituvad pigem hetrotroofsetest organismidest ja detriidist ning muutused fütoplanktoni koosseisus neid oluliselt ei mõjuta (Peters *et al.*, 2006).

Kiskluse mõju aerjalgsele *Pseudocalanus* spp. sõltub nende vertikaalse leviku muustrist. Võrreldes teiste aerjalgsetega, näiteks *Acartia* spp. ning koodik *Temora*

*longicornis*, on *Pseudocalanus* spp. isendid suuremad, visuaalselt paremini märgatavad, sisaldavad rohkem õlikehakesi ning emased isendid kannavad endaga kaasas marjateri, mistõttu nad on kiskjatele paremini nähtavad (Hansen *et al.*, 2006).

*Pseudocalanus* spp. jaoks on Läänemeres kõige olulisemad kiskjad räim (*Clupea harengus membras*), kilu (*Sprattus sprattus balticus*) ja tursa (*Gadus morhua callarias*) vastsed. Suvel ja talvel on räime vanemad ning täiskasvanud isendid levinud termokliinis või selle ümbruses ja sooritavad päevaseid migratsioone. Sügisel liiguvad räimed pinnalähedastesse kihtidesse ning kui veetemperatuur on  $<2^{\circ}\text{C}$  siis räim ei toitu (Ojaveer ja Gaumiga, 1995). Täiskasvanud planktivoorsed kalad, peamiselt räimed, toituvad talvel ja kevadel halokliini piirkonnas seal talvituvatest vanema arengujärgu isenditest (Köster ja Schnack 1994; Möllmann ja Köster 1999; 2002). Kilu peamine levikuala hõlmab Läänemere avaosa ning Soome lahte. Kilu koeb maist augustini Läänemere avaosas (Parmanne *et al.*, 1994). Peamiselt vanema arengujärgu isenditest toituvad ka tursa vastsed (Voss *et al.* 2003). Täiskasvanud räime (Möllmann ja Köster 1999, 2002) ja ka tursamaimude selektiivne toitumine võib osaliselt seletada vanemate *Pseudocalanus* spp. arengufaaside isendite, eriti täiskasvanute, madalat arvukust kevadel ja suvel, kui räim naaseb madalasse rannikuvette kudema (Aro, 1989). *Pseudocalanus* spp. vertikaalne jaotus ei kaitse neid kõige ohtlikumate kiskjate, täiskasvanud räimede ning tursamaimude eest. Seega võib nende vertikaalne jaotus olla tingitud füsioloogilistest vajadustest ning vähem oluline on kiskja vältimise mehhanism (Renz ja Hirche, 2006).

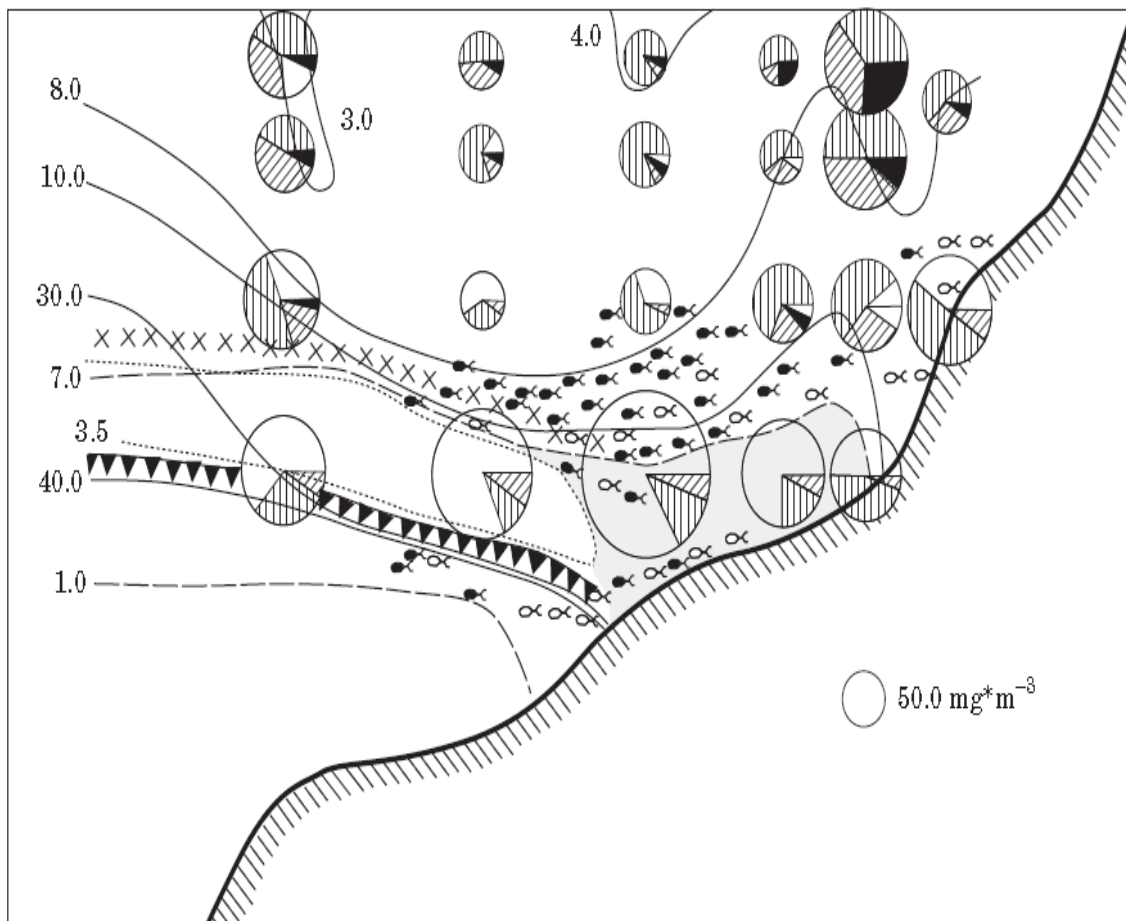
Alt-üles ja ülevalt-alla („*top-down*“, s.o kontrollmehhanism kui toiduahela ülemisel tasemel toimuv kiskja arvukuse muutus mõjutab alumisel tasemel tema saagi arvukust) mehhanismide vahelised suhted ei ole mere ökosüsteemides tihtipeale stabiilsed (Ciannelli *et al.*, 2004; Frank *et al.*, 2007; Casini *et al.*, 2009). Otto *et al.* (2014) leidsid, et nii arvukus kui ka hüdroklimaatilised tegurid võivad sõltuda kiskluse survest. Erinevad arengustaadiumid koos hüdroklimaatiliste tingimustega määravad talvituva *Pseudocalanus* spp. populatsiooni suuruse, mis annab kevadel aluse uuele generatsioonile. Soolsus mõjutab keskmiste kopepoditide ellujäävust suvel ja sügisel peamiselt siis kui kiskjaid on vähe. Teisalt kisklus on märkimisväärne ainult, siis kui planktivooride populatsioon on arvukas. Stige *et al.* (2009) leidsid sarnase uurimuse käigus samuti, et positiivne seos kevadise ja suvise zooplanktoni biomassi vahel eksiteerib ainult siis, kui kisklus on väike. Kliima ja hüdrograafia seose kadumist

zooplanktoni dünaamikaga suure kiskjate arvukuse korral on täheldatud ka Mustas ja Barentsi meres (Stige *et al.*, 2009; Llope *et al.*, 2011) ning samuti ka Läänemeres (Casini *et al.*, 2009).

Kevadel ja suvel liiguvad kilud tavaliselt sügavamatest Läänemere basseinidest, kus paikneb *Pseudocalanus* spp., madalamasse vette või rannikualale (Stepputtis, 2006) ning seetõttu väheneb kisklussurve Läänemere avaosa *Pseudocalanus* spp. populatsioonile. Seega alt-üles mehhanism domineerib peamiselt suvises ja sügiseses keskmiste kopepoditsete arengufaaside populatsioonis. Aastatel, mil kilu biomass on kõrge, jääb rohkem isendeid basseinide sügavamatesse osadesse, et vähendada liigisisest konkurentsi (Ciannelli *et al.*, 2012), mis kutsub esile tugevama ülevalt-alla mehhanismi. Maine'i lahe *Pseudocalanus* spp. populatsiooni uuringus leiti, et *Pseudocalanus* spp. populatsiooni mõjutas rohkem kisklus (ehk ülevalt-alla mehhanism) kui fütoplanktoni koosseis ja arvukus (Ji *et al.*, 2013), kuigi ülevalt-alla mehhanism üksi ei suuda seletada zooplanktoni varieeruvust ja soovitav on see ühendada alt-üles protsessiga (Otto *et al.*, 2014).

Alates 1980ndatest on täheldatud drastilisi muutusi Läänemere majanduslikult ühe kõige tähtsama kalaliigi, räime, populatsioonides (Parmanne *et al.*, 1994; Cardinale ja Arrhenius, 2000). Läänemere avaosa pikaajalised andmerekad räägivad maosisu ning isendite pikkuse ja kaalu kohta indikeerivad, et kliima, soolsus ning *Pseudocalanus* spp. arvukus mõjutavad räime populatsioone (Möllmann *et al.*, 2003).

Eesti rannikumeres läbi viidud uuringu kohaselt (Ojaveer *et al.*, 1998), mis hõlmas Läänemere avaosa kirdepoolset osa, Soome lahte ning Riia lahte, leiti kõige rohkem (st suurima biomassiga) külma-lembeseid liike (eriti *Pseudocalanus* spp.) halokliini segunemise piirkonnast (60–80 m). Kuigi soojalembeste zooplanktoni liikide (*T. longicornis*, *Centropages hamatus*, *Acartia* spp., *E. affinis*) maksimaalne arvukus oli suurim rannanõlvade läheduses, ülalpool segunemiskihti, siis planktivoorsete kalade (räime ja kilu) arvukus oli suurim siiski segunemiskihis, kus arvukamalt leidub *Pseudocalanus* spp. isendeid (joonis 4).



**Joonis 4.** Zooplanktoni biomass rannikualal. Ühtlased jooned märgivad P-PO<sub>4</sub> kontsentratsioonide samajooni (8, 10, 30 ja 40 mg m<sup>-3</sup>); katkendliku joonega on tähistatud hapniku kontsentratsioonid (1 ja 7 ml l<sup>-1</sup>); punktiirjoon tähistab temperatuuri 3,5 °C, mis limiteerib räime ja kilu levikut; x x x- termokliin; mustad kolmnurgad-halokliin; ringidega on märgitud zooplanktoni biomass (raadius on proportsionaalne biomassile), *Pseudocalanus* spp.- tühjad sektorid; *Centropages*+*Temora*-vertikaalsete joontega sektorid; *Eurytemora*+*Acartia*- kaldjoontega sektorid. Mustad kalad- räim; valged kalad- kilu (Ojaveer *et al.*, 1998).

## **5. *Pseudocalanus* spp. populatsiooni dünaamika pikaajalised trendid Läänemeres**

### **5.1 Pika-ajalised trendid**

Kolme viimase dekaadi jooksul on *Pseudocalanus* spp. arvukust Läänemeres mõjutanud peamiselt muutused hüdrograafilises võrgus (Dippner *et al.*, 2000; Möllmann *et al.*, 2000). Läänemere sügavamate osade keskmise soolsuse vähenemine on põhjustatud suurenenud sademete hulgast alates 1980ndatest aastatest, mistõttu on vähenenud soolase vee sissevool Põhjamerest (Vuorinen *et al.*, 1998; Hänninen *et al.*, 2000). Sademete hulga kasv Läänemere vesikonnas (Førland *et al.*, 1996) ja suurenenud äravool (Bergström ja Carlsson, 1994) on tingitud alates 1980ndatest tugevnenud Põhja-Atlandi Ostsillatsioonist (NAO) (Hurrell, 1995; Dickson, 1997; Kerr, 1997), mida osaliselt seostatakse ka õhutemperatuuri tõusuga (Ulbrich ja Cristoph, 1999). Eelpool nimetatud tegurid on oluliselt mõjutanud aerjalgsete paljunemisedukust.

*Pseudocalanus* spp. arvukus kasvas Läänemere avaosas 1970ndate lõpus ning varajastel 1980ndatel. Pärast seda on arvukus olnud pidevas langustrendis. Väikest juurdekasvu avamere *Pseudocalanus* spp. arvukuses võib märgata eelmise kümnendi alguses (Otto *et al.*, 2014). Rannikumere *Pseudocalanus* spp. arvukus oli samuti kõrgem 1970ndate lõpus ja 1980ndate alguses, pärast mida on toimunud arvukuse pidev kahanemine (Ojaveer *et al.*, 1998).

### **5.2 Kliima mõju *Pseudocalanus* spp. populatsiooni arvukusele**

Läänemerd iseloomustab tugev hüdrograafiliste tegurite hooajaline ning aastate vaheline varieeruvus, mis on seotud atmosfääri protsessidega (Matthäus ja Schinke, 1994; Lehmann *et al.*, 2002). Tänapäeval on aktuaalne probleem kliima soojenemine, ka Läänemere puhul on täheldatud keskmiste veetemperatuuride tõusu (MacKenzie ja Schiedek, 2007).

Edasine veetemperatuuri tõus soodustab *Pseudocalanus* spp. munade kiiremat arengut, mille tulemusena satub vähikvastsete arvukuse kõrgaeg samale ajale fütoplanktoni õitsengu kõrgajaga (Sommer *et al.*, 2007). *Pseudocalanus* spp. munade varasem valmimine võib põhjustada vähikvastsete arvukuse kõrgaja ja nendest toituvate kiskjate kudemise ajalist mittekattuvust, mis vabastab vähikvastset kalavastsete



kiskluse survest. Temperatuuri tõustes on *Pseudocalanus* spp. isenditel ka rohkem toitu ehk toit ei ole nende jaoks limiteeritud (Isla *et al.*, 2008). Eelpool näidatud topelt-efekti tõttu mõjutavad aerjalgsed senisest tugevamini kevadist fütoplanktoni veeõitsengut (Sommer *et al.*, 2007), mis ühtlasi suurendab aerjalgsete rolli suures produktsiooniringes, viies rohkem energiat primaarprodutsentidelt ülemistele troofilistele tasemetele (Isla *et al.*, 2008).

Olukorras, kus toit ei ole limiteeritud ning *Pseudocalanus* spp. reproduktsioon on maksimaalne (Renz *et al.*, 2007), kasvab koos vee temperatuuriga ka munade arv (*egg production rate*) emaste isendite munakotis (Isla, *et al.*, 2008).

Teisalt, keskmine veetemperatuuri tõus võib põhjustada ka kõrgemat suremust. Vee temperatuuri tõustes *Pseudocalanus* spp. arvukus tõenäoliselt langeb, mis on tingitud peamiselt energeetiliste vajaduste suurenemisega metabolismi säilimiseks (Allen *et al.*, 2002). Sama nähtust on täheldatud ka keriloomadel (Mora *et al.*, 2007). Isla *et al.* (2008) on uurinud ainult täiskasvanud isendite suremuse tõenäolisemat suurenemist seoses veetemperatuuri tõusuga, mis kohati sõltub ka isendi arengufaasist (Eiane ja Ohman, 2004), siis ei ole teada, kas kevadõitsengu ajal suurenenud koorunud vähikvastsete hulk ning temperatuuri tõusust põhjustatud suremuse suurenemine on omavahel tasakaalus või mitte. Seega mõjutab oodatav keskmine vee temperatuuri tõus Läänemere *Pseudocalanus* spp. populatsiooni pigem negatiivselt. Vee temperatuuri tõus soodustab termofiilsete aerjalgsete domineerimist, näiteks koodik (*T. longicornis*) ning *Acartia* spp., mis võib avaldada mõju kalavarude seisundile (Möllmann *et al.*, 2005).

Kuna täiskasvanud emased *Pseudocalanus* spp. isendid asustavad pigem sügavamaid ja külmemaid veekihte (Renz ja Hirche, 2006), siis temperatuuri tõus mõjutab eelkõige madala rannikumere populatsioone, kus migreerumine sügavamatesse veekihtidesse ei ole võimalik (Isla *et al.*, 2008). Otto *et al.* (2014) leidsid, et kohalikel kliimaoludel on oluline mõju vähikvastsetele eelkõige kevadel ning väiksematele kopepodiitsetele arengufaasidele sügisel.

Aadria mere põhjaosa *Pseudocalanus* spp. populatsioon on sarnaselt Läänemere omale jääajast pärinev relikt. Sealses populatsioonis on täheldatud kiireid ja drastilisi muutusi *Pseudocalanus* spp. fenoloogias. Peamiselt on toimunud muutused seoses külmalembeste liikide (*Pseudocalanus elongatus*, *Calanus helgolandicus* ning *Ctenocalanus vanus*) suvise ja sügisese arvukuse maksimumi nihkumisega hilisemaks

(peaaegu 2 kuud või enamgi) ning planktoni koosseisus on hakanud domineerima väiksemad liigid (nt *Oncaea* sp.) ning varasemalt pigem lõunapool levinud liigid (nt *Diaxis pygmoea* ning soojahormik *Paracalanus parvus*). Aadria meres tõusis perioodil 1988–2005 üldine aerjalgsete arvukus 115%, kuid *Pseudocalanus* spp. arvukus langes 73%. Võrreldes varasema perioodiga on 1980ndate lõpust *Pseudocalanus* spp. populatsioonil kadunud kevadine ja sügisene maksimaalse arvukuse piik, mis ühtlasi seletab 73%-list arvukuse langust (Conversi *et al.*, 2009). Kliima soojenemise jätkumisel ning juhul, kui ei toimu ühtegi geneetilist muutust, ohustab Aadria mere põhjaosa *Pseudocalanus* spp. populatsiooni väljasuremine (Ji *et al.*, 2010).

## 6. Arutelu

*Pseudocalanus* spp. on tähtsal kohal Läänemere toiduvõrgustikus, olles oluline toiduobjekt nii täiskasvanud kui vastsestaadiumis pelaagilistele kaladele (Hinrichsen *et al.*, 2002), mistõttu muutused ühes komponendis mõjutavad paratamatult teisi.

*Pseudocalanus* spp. populatsioonitihedusi mõjutavad mitmed abiootilised ja biootilised tegurid, neist üks olulisemaid on soolsus. Soolsus omab väga olulist rolli eelkõige emaste isendite paljunemisel, kus optimaalne soolsus aitab vältida osmootset stressi. Viimastel aastakümnetel on täheldatud *Pseudocalanus* spp. arvukuses langustrendi, mida seostatakse eelkõige Läänemere väheneva soolsusega. *Pseudocalanus* spp. biomass ja arvukus on olnud kõrgem aastatel, mil Taani väinade kaudu on Põhjamerest Läänemerre voolanud suuremal hulgal soolast ning hapnikurikast vett. Suuremad soolase vee sissevoolud enne 2003. aastat olid 1970ndate lõpus, mis võib seletada *Pseudocalanus* spp. arvukuse üldist langustrendi samal ajaperioodil. Viimasel dekaadil on täheldatud väikest arvukuse tõusu, mis võib olla põhjustatud soolase vee sissevoolust 2003. aastal.

Lisaks soolsusele mõjutab aerjalgseid *Pseudocalanus* spp. temperatuur. Temperatuur mõjutab eelkõige aerjalgsete arengut ja paljunemist. Seoses kliima muutumisega on Läänemere keskmised veetemperatuurid tõusnud. Kuigi temperatuuri tõus võib kohati soodustada *Pseudocalanus* spp. populatsiooni arengut, ohustab jätkuv veetemperatuuri tõus eelkõige rannikualade populatsioone, kes ei saa migreeruda sügavamatesse ja jahedamatesse veekihtidesse. Mitmed uuringud on näidanud, et zooplanktoni biomass on aasta-aastalt tõusnud.

Läänemere *Pseudocalanus* spp. puhul on tegemist jääajast pärit reliktiga ning tema geneetiline mitmekesisus on madal (Holmborn, *et al.*, 2010), mistõttu võib neil olla raskusi muutuvate keskkonnatingimustega kohanemisel. Teine jääaja relikt Läänemeres on külmalembene *Limnocalanus marcurus*, kelle arvukus on sarnaselt aerjalgsega *Pseudocalanus* spp. drastiliselt langenud (Sidrevics *et al.*, 1993). Kuigi *L. marcurus* populatsiooni vähenemises peetakse kõige olulisemaks faktoriks räime kisklust, ohustavad liigi populatsiooni püsijäämist Läänemeres aerjalgsega *Pseudocalanus* spp. sarnased keskkonnatingimused. Aerjalgse *L. marcurus* jaoks on optimaalne vee temperatuur kõige olulisem mõjur.

Läänemeres on *Pseudocalanus* spp. toiduks mitmetele töenduslikult tähtsatele kalaliikidele, nt täiskasvanud räimele (*C. harengus membras*) ja kilule (*S. sprattus balticus*) ning tursa (*G. morhua callarias*) vastsetele. Sellest tulenevalt võivad muutused *Pseudocalanus* spp. arvukuses mõjutada otseselt Läänemere kalavarusid. Võrreldes teiste aerjalgsete liikidega eelistab *Pseudocalanus* spp. soolast ja pigem jahedamat vett, mistõttu leidub neid lisaks pinnakihi ka sügavamates veekihtides. Teised Läänemere arvukamad aerjalgsed on enamasti riimveelised liigid, mistõttu nende arvukus on suurem pinnakihtides. Viimastel aastakümnetel on täheldatud zooplanktoni biomassi tõusu, mida seostatakse Läänemere eutrofeerumisega.

*Pseudocalanus* spp. arvukuse vähenemine ei pruugi põhjustada märkimisväärsed muutusi kalavarudes, sest ülemistes veekihtides leidub lisaks aerjalgse *Pseudocalanus* spp. väiksematele isenditele ka teisi zooplanktoni liike. Teisalt võib suuremate aerjalgsete asendumine väiksemate liikidega kalade toidulaua olla energeetiliselt vähem väärtuslik ning lisaks väiksemale energeetilisele väärtusele tuleb toitumiseks kulutada rohkem energiat. Atlandi ookeanis, St. Lawrence'i lahes, läbi viidud uuringus atlandi makrelli (*Scomber scombrus*) toitumise kohta leiti, et kuigi makrell eelistab toituda aerjalgsest *Pseudocalanus* spp. ja teistest suurematest aerjalgsetest, on oluliste toiduobjektide vähesuse korral makrell võimeline toituma ka väiksematest aerjalgsetest (*Oithona* spp.). Kuigi väiksemate aerjalgsete energeetiline väärtus on väiksem, kulub madala arvukustiheduse korral *Pseudocalanus* spp. leidmiseks palju aega ja energiat ning kasulikum on toituda arvukamatest liikidest (Paradis *et al.*, 2012). Samasugust käitumist on täheldatud ka atlandi heeringa (*Clupea harengus*) puhul, kelle saakobjektidest *Oithona* spp. osakaal on tõusnud ning *Pseudocalanus* spp. oma langenud (Checkley, 1982). Eelpool toodud näidete põhjal võib öelda, et makrell (*S. scombrus*) ja heeringas (*C. harengus*) on võimelised oma saagivalikut ümber kujundama ning võimalik, et ka Läänemere räim (*C. harengus membras*) ja kilu (*S. sprattus balticus*) on võimelised sarnaseks muutuseks. Sellisel juhul ei mõjuta *Pseudocalanus* spp. populatsiooni vähenemine või kadumine drastiliselt Läänemere kalavarusid. Seega oleks üheks tulevikuperspektiiviks uurida räime ning kilu potentsiaalset võimekust oma saagivalikut ümber kujundada.

## Kokkuvõte

Käesoleva töö eesmärgiks oli anda kirjanduse baasil ülevaade *Pseudocalanus* spp. ökoloogiast ja levikust Läänemeres. Vaatamata sellele, et nimetatud perekonda on võrreldes teiste aerjalgsetega kirjanduses vähem uuritud, on neil siiski oluline roll Läänemere ökosüsteemis. *Pseudocalanus* spp. on Läänemeres oluline toiduobjekt Läänemere majanduslikult kõige tähtsamatele kalaliikidele: räimele (*Clupea harengus membras*) ja kilule (*Sprattus sprattus balticus*).

Aktiivne paljunemisaeg Läänemeres algab märtsis ja aprillis ning kestab kuni juunini. Vastsete arengut soodustab intensiivne fütoplanktoni õitseng, mistõttu paranevad toitumistingimused. Talvekuudel on *Pseudocalanus* spp. paljunemisedukus madal, sest keskkonnatingimused on ebasoodsad. Nii paljunemine kui ka vastsete areng on peamiselt mõjutatud mitmetest kliimaatilistest faktoritest. Kõige olulisem arvukust ja levikut mõjutav keskkonnaparameter on soolsus. *Pseudocalanus* spp. elab Läänemeres soolsusest tingitud levikupiiril, mida ilmestavad mitmes uuringus leitud positiivne seos *Pseudocalanus* spp. biomassi ja soolsuse vahel. *Pseudocalanus* spp. populatsioon on viimastel aastakümnetel oluliselt vähenenud, mida seostatakse väheneva Läänemere soolsusega. Keskkonnatingimustest teine oluline tegur on temperatuur. *Pseudocalanus* spp. eelistab madalamat vee temperatuuri kui mitmed teised arvukad Läänemere aerjalgsed. Kliimamuutustest tulenevalt prognoositakse Läänemere vee temperatuuri järk-järgulist tõusu, mis soosib soojalembeliste liikide levikut.

*Pseudocalanus* spp. on kõige arvukam kevadel, kui leiab aset reproduktsiooni kõrge ja populatsioonis domineerivad vähikvastset, arvukus on madal talvel, kui suurema osa *Pseudocalanus* spp. populatsioonist moodustavad keskmise kopepoditise arengujärgu isendid. *Pseudocalanus* spp. oli arvukas 1970ndatel ja varastel 1980ndatel, pärast mida on arvukus drastiliselt vähenenud.

*Pseudocalanus* spp. arvukuse vähenemine mõjutab eelkõige temast toituvaid kiskjaid - planktivoorseid kalu. Läänemeres moodustab *Pseudocalanus* spp. olulise osa räime ja kilu toidust. Alates 1980ndatest on räime arvukus vähenenud, mida seostatakse eelkõige *Pseudocalanus* spp. populatsiooni arvukuse vähenemisega. Teisalt on mitmed maailmamere erinevates piirkondades tehtud uuringud näidanud, et kalad, kes toituvad *Pseudocalanus* spp. isenditest, on võimelised oma saakobjektide valikut ümber kujundama. Lisaks Läänemerele on *Pseudocalanus* spp. arvukused ka mujal maailmas

langustrendis. Edasi tuleks uurida, kas ja kuidas mõjutab kilu ja räime ümberorienteerumine suuremõõtmelistelt aerjalgsetelt väikesemõõtmeliste ning kuidas muutused toidubaasis mõjutavad nende individuaalkasvu, ellujäämist ja paljunemist.

## Summary

### Ecology and distribution of *Pseudocalanus* spp. in the Baltic Sea

The aim of the present thesis was to give an overview of the ecology and distribution of *Pseudocalanus* spp. in the Baltic Sea according to relevant literature. Although the aforementioned copepod has not been researched in literature as much as other copepods, they still play a great part in the ecosystem of the Baltic Sea. *Pseudocalanus* spp. is an important food item in the Baltic Sea to the most important species of fish in there: Baltic herrings (*Clupea harengus membras*) and sprats (*Sprattus sprattus balticus*).

Active reproduction period in the Baltic Sea begins in March and April and lasts until June. The development of larvae is aided by intensive blooming of phytoplankton, which improves the feeding conditions. During winter, the reproduction success of *Pseudocalanus* spp. is low due to unfavorable environmental conditions. Both reproduction and development of larvae is mostly influenced by numerous climatic factors. The most important environmental parameter influencing the abundance and distribution of *Pseudocalanus* spp. is salinity. *Pseudocalanus* spp. lives in the Baltic Sea in distribution boundaries caused by salinity. This is proved by a positive connection between the biomass of *Pseudocalanus* spp. and salinity found in many studies. The population of *Pseudocalanus* spp. has decreased significantly in the last decades, probably due to decreasing salinity in the Baltic Sea. The second most important factor after the environmental conditions is temperature. *Pseudocalanus* spp. prefers lower water temperatures than many other numerous copepods of the Baltic Sea. Due to changes in the climate, the temperature of the Baltic Sea is gradually increasing, thus promoting the distribution of warm-water species.

*Pseudocalanus* spp. is most abundant in spring, when the reproduction is at its peak and nauplii dominate the population. During winter time, the abundance of *Pseudocalanus* spp. is low and dominated by middle-size copepodites. *Pseudocalanus* spp. was abundant in 1970s and early 1980s, after that the abundance has drastically decreased.

Decreasing abundance of *Pseudocalanus* spp. mostly influences predators that feed from them – planktivorous fishes. In Baltic Sea *Pseudocalanus* spp. is an important part of the food supply for Baltic herrings and sprats. Since 1980s Baltic herring

population has decreased, this is mostly related to decrease in the population abundance of the *Pseudocalanus* spp. On the other hand, other studies made in different parts of the World Ocean have shown that fishes feeding from the *Pseudocalanus* spp. are able to change their choice in objects of prey. In addition to the Baltic Sea, the abundances of *Pseudocalanus* spp. are in decline in rest of the world also. Research should continue on if and how are Baltic herring and sprat influenced by reorientating from larger copepods to smaller and how the changes in their food base influence their individual growth, survival and reproduction.



## **Tänuavaldus**

Suurimad tänusõnad minu juhendajale, Marilyn Kalausele, kelle kannatlik meel ja nõuanded olid hindamatuks abiks selle töö valmimisel. Sooviksin tänada ka Alo Ailti, kes oli abiks teksti tõlkimisel.

## Kasutatud allikad

### Kasutatud kirjandus:

- Ackefors, H., 1965.** *On the zooplankton fauna at Askö (The Baltic-Sweden). Ophelia*, 2: 269–280. Kaudne viide tööst: Holmborn, T., Goetze, E., Põllupüü, M., Põllumäe, 2010. *Genetic species identification and low genetic diversity in Pseudocalanus acuspes of the Baltic Sea. J. Plank. Res.* 33(3):507–515.
- Ackefors, H., 1969.** *Ecological zooplankton investigations in the Baltic proper 1963–1965. Institute Mar. Research, Lysekil. Ser. Biol.* 18: lk 96.
- Ackefors, H., 1981.** *Zooplankton. In Voipio, A. (ed.), The Baltic Sea. Elsevier Oceanography Series, No. 30. Elsevier Scientific Publishing Company, Oxford, pp. 238–254.* Kaudne viide tööst: Holmborn, T., Goetze, E., Põllupüü, M., Põllumäe, 2010. *Genetic species identification and low genetic diversity in Pseudocalanus acuspes of the Baltic Sea. J. Plank. Res.* 33(3):507–515.
- Ackefors, H., Hernroth, L., 1972.** *Djurplankton I Östersjöområdet. Zoologisk Revy*, 34:6–31. Kaudne viide tööst: Holmborn, T., Goetze, E., Põllupüü, M., Põllumäe, 2010. *Genetic species identification and low genetic diversity in Pseudocalanus acuspes of the Baltic Sea. J. Plank. Res.* 33(3):507–515.
- Allen, A.P., Brown, J.H., Gillooly, J.F., 2002.** *Global biodiversity, biochemical kinetics, and the energetic-equivalence rule. Science*, 297:1545–1548.
- Aro, E., 1989.** *A review of fish migration patterns in the Baltic. Rap. P-V. Reun. Ciem.* 190:72–96. Kaudne viide tööst: Renz, J., Peters, J., Hirche, J., 2006. *Life cycle of Pseudocalanus acuspes Giesbrecht (Copepoda, Calanoida) in the central Baltic Sea: I. Seasonal and spatial distribution. Mar. Biol.*, 148:567–580.
- Beaugrand, G., 2003.** *Long-term changes in copepod abundance and diversity in the north-east Atlantic in relation to fluctuations in the hydroclimatic environment. Fish Oceanogr.* 12:270–283.
- Bergström, S., Carlsson, B., 1994.** *River runoff to the Baltic Sea 1950-1990. Ambio* 23:4–5. . Kaudne viide tööst: Möllmann, C., Kornilovs, G., Fetter, M. *et al.*, 2003. *The marine copepod, Pseudocalanus elongatus, as a mediator between*

*climate variability and fisheries in the central Baltic Sea. Fish. Oceanogr.*, 12:360–368.

**Bollens, S.M., Frost, B.W., 1989.** *Predator-induced diel vertical migration in a planktonic copepod. Journal of plankton research* 11:1047–1065. Kaudne viide tööst: Renz, J., Peters, J., Hirche, J., 2006. *Life cycle of Pseudocalanus acuspes Giesbrecht (Copepoda, Calanoida) in the central Baltic Sea: I. Seasonal and spatial distribution. Mar. Biol.*, 148:567–580.

**Cardinale, M., Arrhenius, F., 2000.** *Decreasing weight-at-age of Atlantic herring (Clupea harengus) from the Baltic Sea between 1986 and 1996: a statistical analysis. ICES J. Mar. Sci.*, 57:882–893.

**Casini, M., Hjelm, J., Molinero, J.C., Lövgren, J. jt., 2009.** *Trophic cascades promote threshold-like shifts in pelagic marine ecosystems. Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 106:197–202.

**Checkley, D.M., 1982.** *Selective feeding by Atlantic herring (Clupea harengus) larvae on zooplankton in natural assemblages. Mar. Ecol. Prog. Ser.* 9: 245–253.

**Ciannelli, L., Bartolino, V., Chan, K.S., 2012.** *Non-additive and non-stationary properties in the spatial distribution of a large marine fish population. Proc. R. Soc. B. Biol. Sci.* 279:3635–3642.

**Ciannelli, L., Chan, K.S., Bailey, K.M., Stenseth, N.C., 2004.** *Non-additive effects of the environment on the survival of a large marine fish population. Ecology* 85:3418–3427.

**Conversi, A., Peluso, T., Fonda-Umani, S., 2009.** *Gulf of Trieste: a changing ecosystem. J. Geophys. Res.*, 114, C03S90.

**Dickson, B., 1997.** *From the Labrador Sea to the global change. Nature* 386:649–650.

**Dippner, J.W., Kornilovs, G., Sidrevics, L., 2000.** *Long-term variability of mesozooplankton in the Central Baltic Sea. J. Mar. Sys.* 25:23–32.

**Doney, S.C., Ruckelshaus, M., Duffy, J.E., Barry, J.P. jt, 2012.** *Climate change impacts on marine ecosystems. Annu. Rev. Mar. Sci.* 4:11–37.

- Dzierzbicka-Glowacka, L., Bielecka, L. Mudrak, S., 2006.** *Seasonal dynamics of Pseudocalanus minutus elongatus and Acartia spp. in the southern Baltic Sea (Gdansk Deep)—numerical simulations. Biogeosciences, 3:635–650.*
- Eiane, K., Ohman, M.D., 2004.** *Stage-specific mortality of Calanus finmarchicus, Pseudocalanus elongatus and Oithona similis on Fladen Ground, North Sea, during a spring bloom. Mar. Ecol. Prog. Ser., 268:183–193.*
- Fonselius, S., Valderrama, J., 2003.** *One hundred years of hydrographic measurements in the Baltic Sea. J. Sea. Res., 49:229–241.*
- Førland, E.J. van Engelen, A., Hanssen-Bauer, I. et al., 1996.** *Changes in 'normal' precipitation in the North-Atlantic region. DMNI Report No 7/96, Klima.*
- Kaudne viide tööst: Möllmann, C., Kornilovs, G., Fetter, M. et al., 2003. *The marine copepod, Pseudocalanus elongatus, as a mediator between climate variability and fisheries in the central Baltic Sea. Fish. Oceanogr., 12:360–368.*
- Frank, K.T., Petrie, B., Shackell, N.L., 2007.** *The ups and downs of trophic control in continental shelf ecosystems. Trends Ecol. Evol. 22:236–242.*
- Fromentin, J.M., Planque, B., 1996.** *Calanus and environment in the eastern North Atlantic. II. Influence of the North Atlantic Oscillation on C.finmarchicus and C. helgolandicus. Mar. Ecol. Prog. Ser. 134:111–118.*
- Gulati, R., Demott, W., 1997.** *The role of food quality for zooplankton: remarks on the state-of-the-art, perspectives and priorities. Freshw. Biol. 38:753–768.*
- Halsband, C., Hirche, H.J., 2001.** *Reproductive cycles of dominant calanoid copepods in the North Sea. Mar. Ecol. Prog. Ser. 209:219–229.*
- Hansen, F.C., Möllmann, C., Schütz, U. et al., 2006.** *Spatio-temporal distribution and production of calanoid copepods in the central Baltic Sea. J. Plank. Res., 28:39–54.*
- Hansson, S., Larsson, U., Johansson, S., 1990.** *Selective predation by herring and mysids, and zooplankton community structure in the Baltic Sea coastal area. J. Plankton Res., 12:1099–1116.*
- Kaudne viide tööst: Holmborn, T., Goetze, E., Põllupüü, M., Põllumäe, 2010. *Genetic species identification and low genetic*

*diversity in Pseudocalanus acuspes of the Baltic Sea. J. Plank. Res.* 33(3):507–515.

**Hattori, H., Saito, H., 1997.** *Diel changes in vertical distribution and feeding activity of copepods in ice-covered Resolute Passage, Canadian Arctic, in spring 1992. J. Mar. Syst.*, 11:205–219. Kaudne viide tööst: Renz, J., Peters, J., Hirche, J., 2006. *Life cycle of Pseudocalanus acuspes Giesbrecht (Copepoda, Calanoida) in the central Baltic Sea: I. Seasonal and spatial distribution. Mar. Biol.*, 148:567–580.

**Hessle, C., Vallin, S., 1934.** *Undersökningar över plankton och dess växlingar i Östersjön under åren 1925–1927. Svenska Hydrografisk-biologiska kommissionens skrifter, Biologi*, 1:1–138. Kaudne viide tööst: Holmborn, T., Goetze, E., Pöllupüü, M., Põllumäe, 2010. *Genetic species identification and low genetic diversity in Pseudocalanus acuspes of the Baltic Sea. J. Plank. Res.* 33(3):507–515.

**Hinder, S.L., Hays, G.C., Edwards, M., Roberts, E.C., Walne, A.W., Gravenor, M.B., 2012.** *Changes in marine dinoflagellate and diatom abundance under climate change. Nat. Clim. Change* 2:271–275.

**Hinrichsen, H.H., Möllmann, C., Voss, R., Köster, F.W., Kornilovs, G., 2002.** *Biophysical modeling of larval Baltic-cod (Gadus morhua) growth and survival. Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 59:1858–1873.

**Holmborn, T., Goetze, E., Pöllupüü, M., Põllumäe, 2010.** *Genetic species identification and low genetic diversity in Pseudocalanus acuspes of the Baltic Sea. J. Plank. Res.* 33(3):507–515.

**Hopcroft, R.R., Kosobokova, K.N., 2010.** *Distribution and egg production of Pseudocalanus species in the Chukchi Sea. Deep-Sea Res. II* 57:49–56.

**Hurrell, J.W., 1995.** *Decadal trends in the North Atlantic Oscillation, regional temperatures and precipitation. Science* 269:676–679.

**Hänninen, J., Vuorinen, I., Hjelt, P., 2000.** *Climatic factors in the Atlantic control the oceanographic and ecological changes in the Baltic Sea. Limnol. Oceanogr.* 45:703–710.

- Isla, J. A., Lengfellner, K., Sommer, U., 2008.** *Physiological response of the calanoid copepod Pseudocalanus sp. in the Baltic Sea at different thermal scenarios.* *Glob. Change Biol.*, 14:895–906.
- Ji, R., Edwards, M., Mackas, D.L., Runge, J.A., Thomas, A.C., 2010.** *Marine plankton phenology and life history in a changing climate: current research and future directions.* *J. Plank. Res.* 32:1355–1368.
- Ji, R., Stegert, C., Davis, C.S., 2013.** *Sensitivity of copepod populations to bottom-up and top-down forcing: a modeling study in the Gulf of Maine region.* *J. Plank. Res.* 35:66–79.
- Kerr, R.A., 1997.** *A new driver for the Atlantic's moods and Europe's weather?* *Science* 275:754–755. <http://www.sciencemag.org/content/275/5301/754.1.full>
- Kimmel, D.G., Bradley, B.P., 2001.** *Specific protein responses in the calanoid copepod Eurytemora affinis (Poppe, 1880) to salinity and temperature variation.* *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 266:135–149.
- Kjørboe, T., Nielsen, T.G., 1994.** *Regulation of zooplankton biomass and production in a temperate, coastal ecosystem. 1. Copepods.* *Limnol. Oceanogr.* 39:493–507.
- Köster, F.W., Schnack, D., 1994.** *The role of predation on early life stages of cod in the Baltic.* *Dana*, 10:179–201.
- Lass, H.U., Matthäus, W., 2008.** *General oceanography of the Baltic Sea.* John Wiley & Sons, Hoboken, NJ, 1k 5–44. Kaudne viide tööst: Telesh, I.V., Schubert, H., Skarlato, S.O., 2011. *Revisiting Remane's concept: evidence for high plankton diversity and a protistan species maximum in the horohalinicum of the Baltic Sea.* *Mar Ecol Prog Ser*, 421:1–11.
- Lehmann, A., Krauss, W.W., Hinrichsen, H.H., 2002.** *Effects of remote and local atmospheric forcing on circulation and upwelling in the Baltic Sea.* *Tellus A*, 54:299–316.
- Llope, M., Daskalov, G.M., Rouyer, T.A., Mihneva, V., Chan, K.S., Grishin, A.N., Stenseth, N.C., 2011.** *Overfishing of top predators eroded the resilience of the Black Sea system regardless of the climate and anthropogenic conditions.* *Glob. Change Biol.* 17:1251–1265.

- MacKenzie, B.R., Schiedek, D., 2007.** *Daily ocean monitoring since the 1860s shows record warming of northern European seas. Glob. Change Biol.* 13:1335–1347.
- Matthäus, W., Schinke, H., 1994.** *Mean atmospheric circulation patterns associated with major Baltic inflows. Ocean Dyn.* 46:321–338. Kaudne viide tööst: Vuorinen, I., Hänninen, J., Viitasalo, M., Helminen, U., Kuosa, H., 1998. *Proportion of copepod biomass declines together with decreasing salinities in the Baltic Sea. ICES J. Mar. Sci.* 55:767–774.
- Mauchline, J., 1998.** *The biology of calanoid copepods. Academic Press, San Diego, CA.* Kaudne viide tööst: Otto, S.A., Kornilovs, G., Llope, M., Möllmann, C., 2014. *Interactions among density, climate, and food web effects determine long-term life cycle dynamics of a key copepod. Mar Ecol Prog Ser,* 498: 73–84.
- Mora, C., Metzger, R., Rollo, A., Myers, R.A., 2007.** *Experimental simulations about the effects of overexploitation and habitat fragmentation on populations facing environmental warming. Proceeding of the Royal Society B,* 274:1023–1028.
- Mäemets, A., Veldre, I., 1956.** *Eesti NSV vabaltelavad aerjalalised (Eucopepoda) I hormikulised (Calanoida). Tartu. Loodusuurijate Selts Eesti NSV Teaduste Akadeemia juures. Abiks loodusvaatlejale.* 28:13–14.
- Möllmann, C., Kornilovs, G., Fetter, M. et al., 2003.** *The marine copepod, Pseudocalanus elongatus, as a mediator between climate variability and fisheries in the central Baltic Sea. Fish. Oceanogr.,* 12:360–368.
- Möllmann, C., Kornilovs, G., Fetter, M., Koster, F.W., 2005.** *Climate, zooplankton, and pelagic fish growth in the central Baltic Sea. ICES J. Mar. Sci.,* 62:1270–1280.
- Möllmann, C., Kornilovs, G., Sidrevics, L., 2000.** *Long-term dynamics of main mesozooplankton species in the Central Baltic Sea. J. Plank. Res.* 22:2015–2038.
- Möllmann, C., Köster, F.W., 1999.** *Food consumption by clupeids in the central Baltic: evidence for top-down control? ICES J. Mar. Sci.,* 56: 100–113. Kaudne viide tööst: Renz, J., Peters, J., Hirche, J., 2006. *Life cycle of Pseudocalanus acuspes Giesbrecht (Copepoda, Calanoida) in the central Baltic Sea: I. Seasonal and spatial distribution. Mar. Biol.,* 148:567–580.

- Möllmann, C., Köster, F.W., 2002.** *Population dynamics of calanoid copepods and the implications of their predation by clupeid fish in the Central Baltic Sea. J. Plank. Res.* 24:959–978.
- Möllmann, C., Müller-Karulis, B., Kornilovs, G., St. John, M.A., 2008.** *Effects of climate and overfishing on zooplankton dynamics and ecosystem structure: regime shifts, trophic cascade, and feedback loops in a simple ecosystem. ICES. J. Mar. Sci.* 65:302–310.
- Ohman, M.D., 1985.** *Resource-satiated population growth of the copepod Pseudocalanus sp. Arch Hydrobiol Beih Ergebn Limnol* 21:15–32. Kaudne viide tööst: Otto, S.A., Kornilovs, G., Llope, M., Möllmann, C., 2014. *Interactions among density, climate, and food web effectsdetermine long-term life cycle dynamics of a key copepod. Mar Ecol Prog Ser*, 498: 73–84.
- Ojaveer, E., Gaumiga,R., 1995.** *Cyclustomes, fishes and fisheries. Ecosystem of the Gulf of Riga between 1920 and 1990. Estonian Academy of sciences.* 212–268.
- Ojaveer, E., Lumberg, A., Ojaveer, H., 1998.** *Highlights of zooplankton dynamics in Estonian waters (Baltic Sea). ICES J. Mar. Sci.,* 55:748–755.
- Ojaveer, H., Jaanus, A., MacKenzie, B.R., Martin, G. jt, 2010.** *Status of biodiversity in the Baltic Sea. PloS ONE* 5:e12467.
- Otto, S.A., Kornilovs, G., Llope, M., Möllmann, C., 2014.** *Interactions among density, climate, and food web effectsdetermine long-term life cycle dynamics of a key copepod. Mar Ecol Prog Ser*, 498: 73–84.
- Paavola, M., Olenin, S., Leppäkoski, E., 2005.** *Are invasive species most successful in habitats of low native species richness across European brackish water seas? Estuar Coast Shelf Sci.* 64:738–750.
- Paradis, V., Sirois, P., Castonguay, M., Plourde, S., 2012.** *Spatial variability in zooplankton and feeding of larval Atlantic mackerel (Scomber scombrus) in the souther Gulf of St. Lawrence. J. Plank. Res.* 34:1064–1077.
- Parmanne, R., Rechlin, O., Sjöstrand, B., 1994.** *Status and future of herring and sprat stocks in the Baltic Sea. Dana,* 10:29–59.



- Parmanne, R., Rechlin, O., Sjöstrand, B., 1994.** *Status and future of herring and sprat stocks in the Baltic Sea. Dana* 10:29–59.
- Peters, J., Renz, J., van Beusekom, J. et al., 2006.** *Trophodynamics and seasonal cycle of the copepod *Pseudocalanus acuspes* in the central Baltic Sea (Bornholm Basin): evidence from lipid composition. Mar. Biol.*, 149:1417–1429.
- Renz, J., Peters, J., Hirche, J., 2006.** *Life cycle of *Pseudocalanus acuspes* Giesbrecht (Copepoda, Calanoida) in the central Baltic Sea: I. Seasonal and spatial distribution. Mar. Biol.*, 148:567–580.
- Renz, J., Peters, J., Hirche, J., 2007.** *Life cycle of *Pseudocalanus acuspes* Giesbrecht (Copepoda, Calanoida) in the central Baltic Sea: II. Reproduction, growth and secondary production. Mar. Biol.*, 151:515–527.
- Richter, C., 1994.** *Regional and seasonal variability in the vertical distribution of mesozooplankton in the Greenland Sea. Rep. Pol. Res.* 154:87.
- Rönkkönen, S., Ojaveer, E., Raid, T. et al., 2004.** *Long-term changes in Baltic herring (*Clupea harengus membras*) growth in the Gulf of Finland. Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 61:219–229.
- Saito, H., Hattori, H., 1997.** *Diel vertical migration and feeding rhythm of copepods under sea ice at Saroma-ko Lagoon. J. Mar. Syst.* 11:191–204. Kaudne viide tööst: Renz, J., Peters, J., Hirche, J., 2006. *Life cycle of *Pseudocalanus acuspes* Giesbrecht (Copepoda, Calanoida) in the central Baltic Sea: I. Seasonal and spatial distribution. Mar. Biol.*, 148:567–580.
- Schiewer, U., 2008.** *Ecology of Baltic coastal waters. Springer-Verlag, Berlin.*
- Schulz, J., Möllmann, C., Hirche, J., 2007.** *Vertical zonation of the zooplankton community in the central Baltic Sea in relation to hydrographic stratification as revealed by multivariate discriminant function and canonical analysis. J. Mar. Syst.*, 67:47–58.
- Sidrevics, L., Line, R., Berzinsh, V., Kornilovs, G., 1993.** *Long-term changes of zooplankton abundance in the Gulf of Riga. International Council for the Exploration of the Sea. C.M.* 1993, L:15

- Sommer, U., Aberle, N., Engel, A., et al., 2007.** *An indoor mesocosm system to study the effect of climate change on the late winter and spring succession of Baltic Sea phyto- and zooplankton.* *Oecologia*, 150:655–667.
- Stepputtis, D., 2006.** *Distribution patterns of Baltic sprat (*Sprattus sprattus* L.) – causes and consequences.* PhD dissertation, Christian-Albrechts-Universität zu Kiel, Kiel. Kaudne viide tööst: Otto, S.A., Kornilovs, G., Llope, M., Möllmann, C., 2014. *Interactions among density, climate, and food web effects determine long-term life cycle dynamics of a key copepod.* *Mar Ecol Prog Ser*, 498: 73–84.
- Stige, L.C., Lajus, D.L., Chan, K.S., Dalpadado, P., Basedow, S.L., Berchenko, I., Stenseth, N.C., 2009.** *Climatic forcing of zooplankton dynamics is stronger during low densities of planktivorous fish.* *Limnol. Oceanogr.* 54:1025–1036.
- Zervoudaki, S., Nielsen, T.G., Carstensen, J., 2009.** *Seasonal succession and composition of the zooplankton community along an eutrophication and salinity gradient exemplified by Danish waters.* *Journal of plankton research* 31(12):1475–1492.
- Telesh, I., Heerkloss, R., 2004.** *Atlas of Estuarine Zooplankton of the Southern and Eastern Baltic Sea. Part II: Crustacea.* Lk 61–62; 67; 69; 71.
- Telesh, I., Postel, L., Heerkloss, R., Mironova, E., Skarlato, S., 2008.** *Zooplankton of the open Baltic Sea: atlas.* *BMB Publ 20. Meereswiss Ber Warnemünde* 73:1–251. Kaudne viide tööst: Telesh, I.V., Schubert, H., Skarlato, S.O., 2011. *Revisiting Remane's concept: evidence for high plankton diversity and a protistan species maximum in the horohalinicum of the Baltic Sea.* *Mar Ecol Prog Ser*, 421:1–11.
- Telesh, I., Postel, L., Heerkloss, R., Mironova, E., Skarlato, S., 2009.** *Zooplankton of the open Baltic Sea: extended atlas.* *BMB Publ 21. Meereswiss Ber Warnemünde* 76:1–290. Kaudne viide tööst: Telesh, I.V., Schubert, H., Skarlato, S.O., 2011. *Revisiting Remane's concept: evidence for high plankton diversity and a protistan species maximum in the horohalinicum of the Baltic Sea.* *Mar Ecol Prog Ser*, 421:1–11.

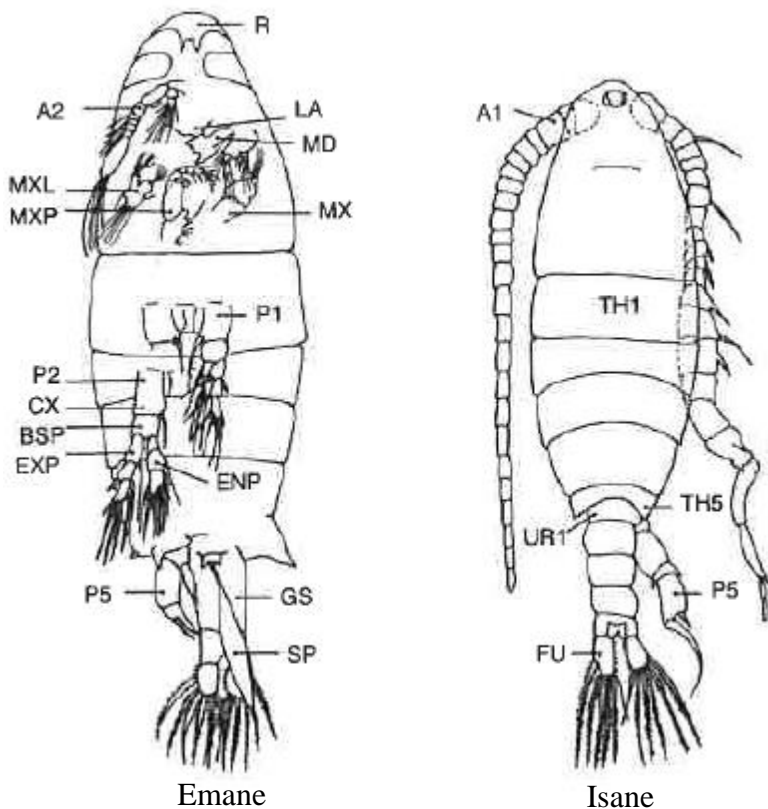
- Telesh, I.V., Schubert, H., Skarlato, S.O., 2011.** *Revisiting Remane's concept: evidence for high plankton diversity and a protistan species maximum in the horohalinicum of the Baltic Sea. Mar Ecol Prog Ser*, 421:1–11.
- Ulbrich, U., Christoph, M., 1999.** *A shift of the NAO and increasing storm track activity over Europe due to the anthropogenic greenhouse gas forcing. Clim. Dyn.* 15:551–559.
- Wasmund, N., Tuimala, J., Suikkanen, S., Vandepitte, L., Kraberg, A., 2011.** *Long-term trends in phytoplankton composition in the western and central Baltic Sea. J. Mar. Syst.* 87:145–159.
- Wasmund, N., Uhlig, S., 2003.** *Phytoplankton trends in the Baltic Sea. ICES J. Mar. Sci.* 60:177–186.
- Voss, R., Köster, F.W., Dickmann, M., 2003.** *Comparing the feeding habits of co-occurring sprat (*Sprattus sprattus*) and cod (*Gadus morhua*) larvae in the Bornholm Basin, Baltic Sea. Fish. Res.* 63:97–111.
- Vuorinen, I., Hänninen, J., Viitasalo, M., Helminen, U., Kuosa, H., 1998.** *Proportion of copepod biomass declines together with decreasing salinities in the Baltic Sea. ICES J. Mar. Sci.* 55:767–774.

#### **Internetiallikad**

**Internet 1.** <http://eol.org/pages/14731/data> **Encyclopedia of Life, vaadatud 13.05.2014.**

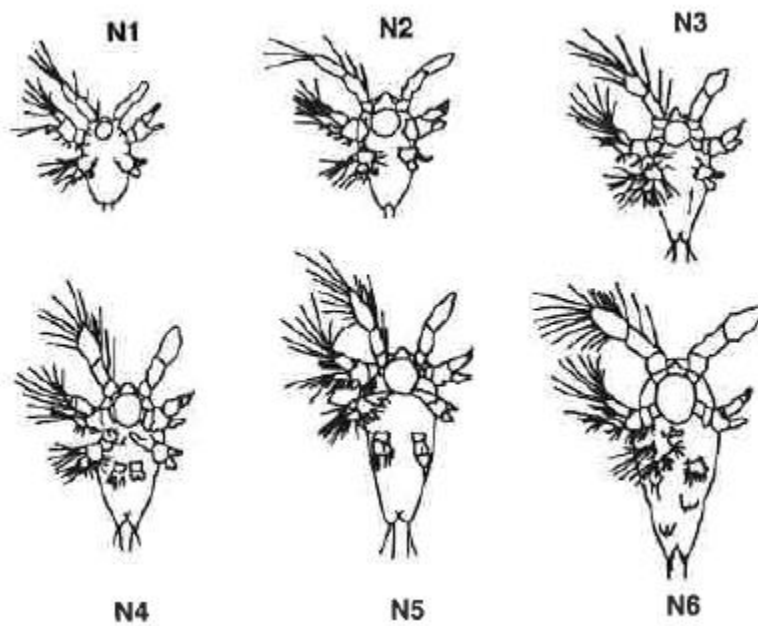
**Internet 2.** <http://www.smhi.se/en/theme/inflows-to-the-baltic-1.13097> **Rootsi Meteoroloogia ja Hüdroloogia Instituut, vaadatud 13.05.2014.**

## Lisa 1. Hormikulise morfoloogia



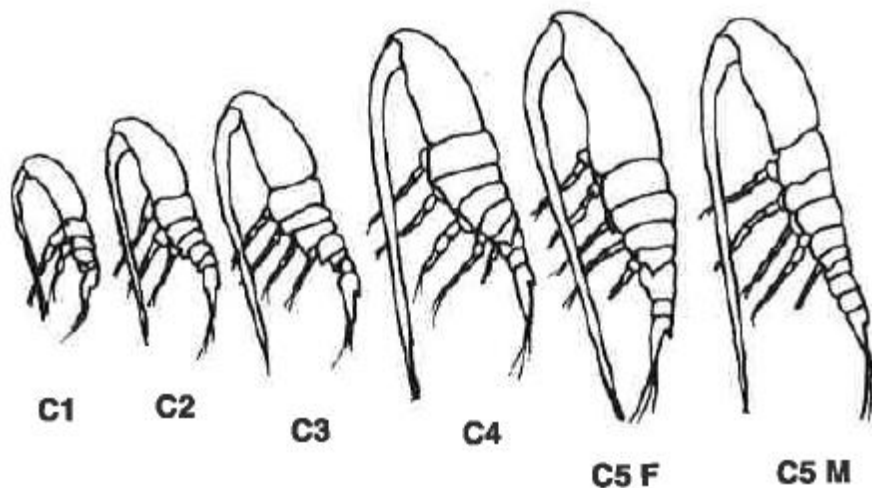
Emase (ventraalne) ja isase (dorsaalne) hormikulise morfoloogia. R- nokis; A1- eestundel; A2- tagatundel; LA- huul; MD- ülalõug; MXL- esimesed alalõuad; MX- teised alalõuad; MXP- lõugjalad; P1, P2, P5-esimene, teine ja viies ujujalg; TH1, TH5- esimene ja viies rindmikulüli; CX- coxa; BSP- basipodiit, ujujala alusosa; EXP- ekspodiit, ujujala välisharu; ENP- endopodiit, ujujala siseharu; GS- sugulüli; RS- seemnehoidla; UR1- pärakulüli; FU- hark; SP- spermatofoor (Telesh ja Heerkloss, 2004).

## Lisa 2. Naupliuse areng.



Hormikulise vähikvastse areng, N1–N6 (Telesh ja Heerkloss, 2004). Munast koorub vähikvastne (*ortonauplius*), kellel on paaritu silm ja 3 paari jäsemeid (ees- ja tagatundlad ning ülalõuad). Järgmistel arengustaadiumitel (*metanauplius*) kasvab kehalisandite arv, kuid keha ei lülistu (Mäemets ja Veldre, 1956).

## Lisa 3. Kopepodiitsete faaside areng



Hormikulise kopepodiitsete faaside areng (C1–C5, C5F- täiskasvanud emane, C5M- täiskasvanud isane), külgvaade (Telesh ja Heerkloss, 2004).

## **Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks**

Mina, Triin Trautmann (30.05.1991)

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose  
*Pseudocalanus* spp. ökoloogia ja levik Läänemeres,

mille juhendaja on Marilyn Kalas

1.1.reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;

1.2.üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.

2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.

3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, **22.05.2014**